

氏 名	岩 西 哲
生 年 月 日	
本 籍	徳島県
学 位 の 種 類	博士 (理学)
学 位 記 番 号	博甲第 620 号
学位授与の日付	平成 16 年 3 月 25 日
学位授与の要件	課程博士 (学位規則第 4 条第 1 項)
学位授与の題目	ヤマトアシナガアリにおける女王 - ワーカー間コンフリクトと社会維持機構について
論文審査委員(主査)	中村 浩二 (自然計測応用研究センター・教授)
論文審査委員(副査)	岡澤 孝雄 (留学生センター・教授) 鎌田 直人 (自然科学研究科・助教授) 東 浩 (理学部・助教授) 山岡 亮平 (京都工芸繊維大学・教授)

学 位 論 文 要 旨

In eusocial hymenopteran colonies, the kin selection theory predicted the existence of kin conflicts between queens and workers over male production and sexual investment allocation. To test this prediction and clarify how these conflicts are suppressed, the conflict mechanisms between queens and workers in the myrmicine ant, *Aphaenogaster smythiesi japonica* was investigated by field observation and laboratory experiments. The following conclusions were drawn: (1) Field collection and microsatellite analysis revealed that this ant was monogynous and the queen was monoandry. (2) Male production by workers under queenright condition was restricted potentially by mutual worker policing. (3) As a regulation system, workers recognized queen's existence in colonies by direct physical contact and the information of the existence was transmitted among workers. In this information system, the variations in cuticular hydrocarbons component among the castes functioned as "queen signal". (4) In the field, population sexual investment ratio to females was 0.59, an intermediate value between the optimal ratio for queens and workers, suggesting that both queens and workers manipulated the sex investment ratio. Thus the conflict between queens and workers in this species occurred actually over the sexual investment allocation but not over the male production.

アリやミツバチのコロニーをはじめとして、多くの生物社会は遺伝的に近縁ではあるが異質な個体によって構成される集団である。このため集団内には個体レベルでの適応度増加や限られた資源の利用方法をめぐる個体間の対立（コンフリクト）が潜在的に存在する。このような構成員間の対立を内包しているにもかかわらず生物社会がどのように維持されているかという問題は、社会生物学、行動生態学における最重要テーマである。代表的な真社会性昆虫グループであるアリでは、単数倍数性という特殊な性決定様式によって血縁者間に遺伝的共有確率、血縁度の偏りが生じる。このような血縁度不均衡性はコロニー内の女王とワーカーの間に繁殖をめぐる 2 つのコンフリクト、すなわち雄生産をめぐるコンフリクトと性投資比をめぐるコンフリクトを生むと予測される。そこでフタフシアリ亜科に属するヤマトアシナガアリ *Aphaenogaster smythiesi*

japonica Forel を材料として、これら 2 つの女王-ワーカー間コンフリクトが、実際にどのような形でコロニー内に存在するのか、またそれらコンフリクトの激化の抑制メカニズム、およびそれらはたす社会維持機構としての役割の解明を目的として、以下の研究を行った。

A. ヤマトアシナガアリにおけるワーカー繁殖とワーカーポリシング

アリの多くの種ではワーカーは機能的な卵巣を保持しており、未受精卵、すなわち雄卵を生産する事ができる (ワーカー繁殖)。しかし実際には女王が存在するコロニーでワーカーが雄を生産する事はほとんど無い。この理由として女王によるワーカー繁殖の抑制 (女王ポリシング) とワーカー間の繁殖の相互抑制 (ワーカーポリシング) の 2 つの機構が存在すると予想されている。そこでヤマトアシナガアリにおいてワーカー繁殖とその抑制機構について実験、観察を行った。

まず女王-ワーカー間コンフリクトの背景となる本種の社会構造と血縁構造を知るために、野外コロニー採集によるコロニー構成の調査とマイクロサテライトマーカーを用いた多型解析によるコロニーメンバーの遺伝子型の比較を行った。その結果、本種は単女王制、女王の交尾回数が 1 回であり、また女王の入れ替わりも稀であることが明らかになった。このため本種のワーカーは女王の生産した雄への血縁度よりも、自分、あるいは他ワーカーの生産した雄への血縁度が高くなり、ワーカー繁殖を行うことが適応的であると予測された。

次に本種ワーカーが発生可能な雄卵の生産能力を有するか、また実際に女王存在下において雄を生産しているのが女王、ワーカーのいずれであるかを調べるために、ワーカーの産卵行動の観察、解剖による卵巣形態の観察、マイクロサテライトマーカーを用いた雄の由来の解析などを行った。その結果、ワーカーは雄を生産する潜在能力を持っていたが、女王存在下では雄を生産しておらず、雄を生産しているのは女王のみであることが判明した。

さらに本種のワーカー繁殖の抑制機構を明らかにするため、コロニーの隔離・再結合実験を行った。コロニーを女王を含む女王グループと含まない孤児グループとに隔離し、人為的に孤児グループ側のワーカーに卵巣発達、雄卵の生産を誘導した後、両グループを再結合して個体間の干渉行動を観察した。その結果、女王グループのワーカーから、特に発達した卵巣を持った孤児グループのワーカーに対するかみつき、引っ張りなどの攻撃行動が観察された。しかし女王がワーカーに対してこれらの干渉行動を行うことはなかった。以上の結果から、本種のワーカー繁殖はワーカーポリシングによって抑制されていると考えられる。

B. ヤマトアシナガアリのワーカー繁殖抑制における女王物質伝達メカニズム

女王がその存在をワーカーに伝えるために発するシグナルである女王物質は、ワーカーの繁殖やポリシング行動において重要な役割を担っていると考えられる。そこで本種においてコロニー内の女王存在の情報がどのようなメカニズムでワーカーに伝達され、ワーカー繁殖が抑制されているのかを解明するため、観察と操作実験を行った。

まず本種の女王物質が空気中を伝達する揮発性物質であるかどうかを検証するために、メッシュを用いたコロニー隔離実験を行った。コロニーを女王を含む女王グループと含まない孤児グループとに分け、メッシュで隔離して飼育し

た。この結果、女王との接触をメッシュによって遮られた孤児グループのワーカーの卵巣内に発生卵の形成が見られた。このことから本種の女王物質が不揮発性であり、女王の存在認識には直接的な接触が必要であることが明らかになった。

次に本種の女王物質がワーカー間でも間接的に伝達するかどうかを明らかにするために、ワーカーの巣内移動制限実験とワーカー入れ替え実験を行った。コロニー内のワーカーの一部に障害物を装着するなどの操作を加え、女王との接触を制限して飼育したところ、女王と直接接触する機会を持たないワーカーであっても、女王と接触経験を持つワーカーと接触可能であれば、卵巣は発達しなかった。この結果から女王の存在情報がワーカー間を伝達し、ワーカー繁殖の抑制につながっていることが明らかとなり、それは女王と直接の接触経験を持つワーカーによる非接触ワーカーに対する何らかの抑制行動により伝達されていると考えられた。

C. ヤマトアシナガアリにおける個体間の体表炭化水素成分比較

近年、数種のアリで行われた体表成分の分析から、女王の体表上に特異的に見られる炭化水素成分が女王物質として機能していることが示唆されている。そこで本種においてもカースト、卵巣発達状態などの個体認識ラベルとしての体表炭化水素成分の重要性を検証するために、ガスクロマトグラフィー微量化学分析法を用いた体表炭化水素組成、構成比などの個体間比較を行った。また多くのアリにおいて報告されているその成分構成比のコロニー間変異についても分析・比較した。

女王、卵巣発達ワーカー、卵巣未発達ワーカー間で体表炭化水素成分を比較したところ、これらのグループ間で一部の炭化水素成分の相対量に著しい違いがみられた。女王や卵巣内に発生卵を有するワーカーの体表には、特に DiMeC36 や DiMeC33 などの成分が、卵巣未発達ワーカーと比較して高い割合で存在した。このことは、これらの成分が女王物質や個体の卵巣発達状態の認識ラベルとして機能していることを示唆している。

また同様に、本種の女王、ワーカーの体表炭化水素成分の構成比をコロニー間で比較したところ、一部の成分の相対量に大きな変異が見られ、これらがコロニー認識ラベルとして機能していることが示唆された。しかしこのようなコロニー特異性が観察された成分は、女王-ワーカー間で変異が見られた成分とは異なっていた。これらのことからカースト認識ラベルとして機能している成分とコロニー認識ラベルとして機能している成分が異なることが示唆された。

D. ヤマトアシナガアリにおける繁殖虫性投資比

本種では、コロニーの社会構造、血縁構造から、女王とワーカーとの間で雌雄に対する最適資源投資配分が異なっていると思われる。またワーカー繁殖がほとんどないことから、理論的には女王、ワーカーにとっての平衡性投資比はそれぞれ雌：雄=1：1、3：1 となると予測される。そこで本種のコロニーにおける性投資比をめぐるコンフリクトの存在や、性投資比操作のメカニズムを明らかにするため、野外調査、室内実験を行った。

2001～2003 年にかけて、本種のコロニー計 49 コロニーを野外採集し、生産されていた繁殖虫性投資比を乾燥重量比で測定したところ、3 年間の総計の性投資比は雌：雄=1.5：1 と、女王、ワーカーの平衡性投資比の中間値であった。

これは本種の女王、ワーカーの両方が性投資比操作に影響を与えていることを示している。

さらに本種の性投資比はコロニー間で大きく変異していた。そこでコロニー性投資比に影響を与える外的要因を明らかにするために、各コロニーの性投資比といくつかの繁殖形態についてのパラメーターとの関係を解析したところ、コロニー性投資比と繁殖虫総乾燥重量、コロニーサイズとの間に有意な回帰関係がみられた。このことから、本種のコロニー性投資比は繁殖虫生産に利用可能な資源量や女王、ワーカーの性投資比操作のコストに依存すると考えられた。またコロニー性投資比パターンの解析から、コロニー間の性投資比の変異は、全新成虫に対する雄個体数の割合の変化によるものではなく、主に全雌新成虫に対する新女王数の割合の変化によるものであった。これらの結果から、本種のワーカーは性投資比を雌ブルードのカースト決定により操作していると考えられる。

学位論文審査結果の要旨

本研究の目的は、真社会性進化理論の根幹をなす血縁選択仮説が予測する女王-ワーカー間コンフリクトの検証である。社会性膜翅目昆虫の単女王、1回交尾、女王が入れ替わらないという3条件をみたす種では、女王とワーカーの間には、雄卵生産と繁殖虫性投資比操作の2点においてコンフリクトが生じると考えられる。そこでフタフシアリ亜科のヤマトアシナガアリ *Aphaenogaster smythiesi japonica* を材料にして、検証実験を行ない、以下の結果を得た。(1) 角間丘陵における本種コロニーの採集とマイクロサテライト解析により、本種が上記3条件をみたすことを確認した。(2) ワーカーによる雄卵生産行動に関して室内観察と飼育実験をおこない、ワーカーは潜在的に雄卵を生産可能であるにもかかわらず、ワーカー同士の相互抑制(ワーカーポリシング)により制御されていた。(3) 操作実験とガスクロマトグラフィー分析により、ワーカーはポリシング行動に必須の巣内の女王存在情報やワーカー間の卵巢発達頻度を、個体の体表炭化水素成分組成により認識していた。(4) 野外コロニーの採集と繁殖虫の重量測定により、繁殖虫性投資比を調べたところ、個体群性投資比は雌:雄=1.5:1で雌に偏しており、性投資比操作をめぐるコンフリクトの存在が示された。

本研究は、フタフシアリ亜科における雄卵生産コンフリクトの初めての定量的研究であるだけでなく、アリの女王-ワーカー間コンフリクトを、雄卵生産と繁殖虫性投資比操作の両面から初めて総合的に検証したものであり、社会生物学のみならず現代行動生態学の進歩に大きく貢献した。審査委員会は、提出された論文と口頭発表を慎重に審査し、本論文が博士(理学)論文の資格に値すると判定した。